中国生态农业学报 2016 年 4 月 第 24 卷 第 4 期
Chinese Journal of Eco-Agriculture, Apr. 2016, 24(4): 499−505

DOI: 10.13930/j.cnki.cjea.151092

荫蔽信号对大豆幼苗生长和光合特性的影响*

任梦露 刘卫国** 刘小明 方 萍 杨文钰**

(四川农业大学生态研究所/农业部西南作物生理生态与耕作重点实验室 成都 611130)

摘 要 红光/远红光比值(R/FR)下降是自然界荫蔽发生的重要信号。为探究大豆幼苗对荫蔽信号的应答机制，本文采用室内盆栽试验，以'南豆 12'和'南 032-4'两个大豆品种幼苗为材料，通过正常光照和低 R/FR 两种光照处理后，对其形态、光合特性以及叶绿素荧光参数进行研究。结果表明：与正常光照相比，低 R/FR 下，两个大豆材料幼苗均表现出典型的避荫性反应，即株高、叶面积、叶柄长、节间长增加，茎秆变细，其中，'南豆 12'的株高、叶柄长、节间长分别显著增加 7.86%、81.48%、26.55%，'南 032-4'分别增加 3.95%、76.67%、20.00%；叶片的光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)提高，胞间二氧化碳浓度(C_i)和初始荧光强度(F_o)、最大荧光(F_m)、最大光化学效率(F_v/F_m)、PSⅡ实际光化学效率(ΦPSⅡ)、光化学淬灭系数(qP)等降低，非光化学淬灭系数(qN)升高，总干物质积累量增加，其中，'南豆 12'和'南 032-4'的 P_n 分别增加 37.21%和 39.04%、总干物质积累量分别增加 12.35%和 17.36%、C_i 分别降低 9.29%和 11.72%。然而，不同大豆材料对低 R/FR 的敏感程度不同。在低 R/FR 光环境下，'南豆 12'较'南 032-4'表现出较低的株高、节间长、叶柄长，较大的叶面积和茎粗，较高的光能传递转换效率、P_n、G_s 以及干物质积累量，体现了对荫蔽较强的适应性。本研究进一步证实了大豆具有感受荫蔽信号(低 R/FR)的能力，但其敏感程度因品种不同而不同，在间套作过程中，为提高大豆耐荫性，降低大豆因避荫反应导致的倒伏率，保障大豆产量，应该选择对荫蔽信号不敏感的品种。

关键词 大豆 荫蔽信号 红光/远红光比值(R/FR) 光合作用 叶绿素荧光

中图分类号: S565.101 **文献标识码:** A **文章编号:** 1671-3990(2016)04-0499-07

Effect of shading signal on growth and photosynthetic characteristics of soybean seedlings*

REN Menglu, LIU Weiguo**, LIU Xiaoming, FANG Ping, YANG Wenyu**

(Institute of Ecological Agriculture, Sichuan Agriculture University / Key Laboratory of Crop Ecophysiology and Farming Systems in Southwest China, Ministry of Agriculture, Chengdu 611130, China)

Abstract The reduction in the ratio of red light (R) to far-red light (FR) is an important signal of shade stress in nature. The objective of this study was to investigate the response mechanism of soybean seedlings to low R/FR signals. To this end, a pot culture experiment was conducted to study the effect of normal and low R/FR light irradiation on the morphology, photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence of two soybean varieties (*Glycine max* L.) seedlings — 'Nandou12 'and 'Nan032-4'. The results indicated that compared with seedlings under normal light, low-R/FR light increased soybean plant height, leaf area, petiole length and internode length, but reduced stem diameter. Plant height, petiole length and internode length of 'Nandou12' increased by 7.86%, 81.48% and 26.55%, and that of 'Nan032-4' increased by 3.95%, 76.67% and 20.00%, respectively, compared with the corresponding normal light treatment. Also compared with seedlings under normal

* 国家自然科学基金项目(31201170)和四川省科技厅育种攻关项目(2011NZ0098-4)资助
** 通讯作者：刘卫国，主要从事作物栽培及生理研究，E-mail: lwgsy@126.com；杨文钰，主要从事作物栽培及生理研究，E-mail: mssiyangwy@sicau.edu.cn
任梦露，主要从事作物栽培及生理研究。E-mail: 1461755144@qq.com
收稿日期: 2015−10−10 接受日期: 2015−12−14
* Funded by the National Natural Science Foundation of China (No. 31201170) and the Breeding Program of Science and Technology Office of Sichuan Province (2011NZ0098-4)
** Corresponding author, LIU Weiguo, E-mail: lwgsy@126.com; YANG Wenyu, E-mail: mssiyangwy@sicau.edu.cn
Received Oct. 10, 2015; accepted Dec. 14, 2015

light, leaf photosynthetic rate (P_n), transpiration rate (T_r), stomatal conductance (G_s) and photochemical quenching coefficient (qN) of seedlings under low R/FR treatment increased. However, intercellular CO_2 concentration (C_i), initial fluorescence intensity (F_o), maximum fluorescence (F_m), maximum photochemical efficiency (F_v/F_m), actual PS II photochemical efficiency (ΦPS II) and light chemical quenching coefficient (qP) decreased under low R/FR treatment. Meanwhile, low-R/FR increased dry matter accumulation. Under low R/FR treatment, P_n and dry matter accumulation of 'Nandou12' increased by 37.21% and 12.35% and those of 'Nan032-4' increased by 39.04% and 17.36%, respectively. Compared with seedlings under normal light treatment, C_i of 'Nandou12' and 'Nan032-4' decreased by 9.29% and 11.72%, respectively. However, different soybean varieties had different degrees of response to low-R/FR. Under low-R/FR light condition, the plant height, internode length and petiole length of 'Nandou12' were lower than those of 'Nan032-4', however, the leaf area, stem diameter, light energy conversion efficiency, photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s) and dry matter accumulation of 'Nandou12' seedlings were higher than those of 'Nan032-4'. This indicated that 'Nandou12' variety had stronger shade tolerance than 'Nan032-4' variety. Furthermore, this study confirmed that soybean was sufficiently sensitive to low-R/FR shading signal, but different varieties had different sensitivities. Therefore, in intercropping systems, it was recommended to use shade-tolerant soybean varieties to reduce lodging and increase soybean yield.

Keywords Soybean; Shading signal; Ratio of red light to far-red light (R/FR); Photosynthetic characteristics; Chlorophyll fluorescence

在自然光中，红光(red light, R)和远红光(far-red light, FR)的比值(R/FR)为1~1.2。但在植物冠层下和群落内部，或者有其他植株靠近时，由于叶片光合色素对R的吸收和对FR的反射，R/FR值会下降到1.0以下[1]。大量研究表明在荫蔽信号(低的R/FR)或荫蔽胁迫(低的R/FR和低光合有效辐射)下，植株的高度、茎粗、根生物量、地上部分生物量等均会发生相应变化[2−4]，例如，茎秆变细、株高增加、干物质在茎秆中的积累量提高等[5−6]。但不同种类或品种的植物对其敏感性程度不同[7]。在作物对荫蔽信号和荫蔽胁迫的响应机制上，前人从作物光合生理特性、内源激素调控以及基因表达等方面作了较多研究[6,8−9]。王建华等[10]研究表明，植株叶片光合作用速率随R/FR值增加呈非线性增加的趋势；张勇等[11]研究发现，R/FR为0.6时，耐荫品种的大豆[*Glycine max* (Linn.) Merr.]幼苗叶片较不耐荫品种的具有较高的PS II 反应中心活性和原初光能转换效率；菊花[*Dendranthema morifolium* (Ramat.) Tzvel.]叶片叶绿素荧光参数F_v/F_m和qP随R/FR值的增加呈先上升后下降的趋势[12]。

我国是大豆的故乡，大豆的生产以及在食品中的应用历史悠久，它不仅是重要的食用油脂和蛋白食品原料，也是饲养业重要的蛋白来源，在国家食物安全中占有重要的位置。近年来，在我国西南地区迅速发展起来的玉米(*Zea mays* Linn.)大豆带状复合种植技术提高了作物对光、温、水、肥等资源的利用效率，具有高产高效的特点[13]。但在套作模式下，两作物共生期内，高秆作物的遮荫影响了大豆的生长发育和产量的形成[14−16]，而 R/FR 比例的降低是荫蔽发生的前期信号和显著特点之一[17]。关于荫蔽信号(降低 R/FR)对大豆幼苗生长、光合特性及叶绿素荧光参数的影响尚少见报道。因此，本文通过盆栽试验，采用远红光 LED 灯补充远红光研究降低 R/FR 对大豆幼苗生长、光合特性、叶绿素荧光参数及干物质积累的影响，揭示大豆对低R/FR 荫蔽信号的响应机制，以期为深入研究间套作条件下大豆耐荫机理奠定基础。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试大豆材料为强耐荫品种'南豆 12'(西南地区套作大豆主推品种，四川省南充市农业科学院选育)和弱耐荫品种'南 032-4'(四川省南充市农业科学院育种材料)，由四川农业大学作物栽培学与耕作学大豆课题组提供。

1.2 试验设计

试验于 2014 年 11—12 月在四川农业大学成都校区人工气候室进行。采用两因素随机区组设计，因素一为 R/FR 比值，CK(正常光)下 R/FR 值为 1.15，FR(补充远红光)下 R/FR 值为 0.35；因素二为大豆品种，'南豆 12'和'南 032-4'。共 4 个处理，6 次重复，共 24 盆。盆栽试验的盆直径 15 cm、高 12 cm，以砂质土为基质，每盆播 1 穴，穴留 2 株。采用 Field Scout® 红光/远红光度计(Spectrum, USA)测 R/FR 值。人工气候室内，生长灯的光合有效辐射为 360 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$。大豆第 1 片复叶全展后，利用远红光 LED 灯(λ=730 nm)，通过补充远红光，在保证有效光合辐射基本不变的情况下，降低 R/FR 比值。每天的光照时间为 12 h，白天温度 25 ℃，夜间温度 15 ℃。

1.3 测定项目和方法

1.3.1 形态指标

在正常光(R/FR 值为 1.15)和补充远红光(R/FR 值为 0.35)的光环境下处理第 10 d 时，选择各处理长势均匀的大豆幼苗 6 株，利用直尺测定其株高、由下至上第 3 节节间长、第 1 片复叶叶柄长及其中间小叶片的长和宽；利用游标卡尺测定第 3 节间中部直径。叶面积采用长宽系数法计算，‘南 032-4’和‘南豆 12’的修正系数分别为 0.67 和 0.70[18]。

1.3.2 光合参数

在测定形态指标的同时，采用便携式光合系统测定仪 LI-6400(LI-COR，USA)，在下午 15:00—16:00，测定每株大豆第 1 片复叶的中间小叶的净光合速率(P_n)，同时得到蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)、胞间二氧化碳浓度(C_i)等光合参数。

1.3.3 叶绿素荧光参数

采用英国 Technologica 公司生产的 CFImager 叶绿素荧光仪测定叶绿素荧光参数，测定时期、时间和部位同光合参数的测定。光适应下(14:00—15:00)测定 PSⅡ实际光化学效率(ΦPSⅡ)、光化学淬灭系数(qP)、非光化学淬灭系数(qN)等荧光参数；在晚上(22:00—23:00)(大豆充分暗适应)测定初始荧光强度 F_o、最大荧光强度 F_m 以及 PSⅡ最大光化学量子产量(F_v/F_m)等荧光参数。

1.3.4 植株样品的采集与测定

正常光(R/FR 值为 1.15)和补充远红光(R/FR 值为 0.35)的光环境处理 30 d 后，将植株按根、茎、叶分开，于 105 ℃杀青，然后在 85 ℃烘干至恒重，采用精度为 0.000 1 g 的电子天平测定各器官干重。根、茎、叶的分配比例为其占总干重的百分数。

1.4 数据处理

采用 Microsoft Excel 2007 整理数据，SPSS 软件对试验数据进行方差分析和 LSD 显著性测验。

2 结果与分析

2.1 低 R/FR 对大豆苗期形态的影响

由表 1 可知，光环境与品种对大豆幼苗的形态特征影响显著。降低 R/FR 增加了大豆幼苗的株高、叶柄长及节间长，其中，‘南豆 12’的株高、叶柄长、节间长分别显著增加 7.86%、81.48%、26.55%，‘南 032-4’的株高、叶柄长、节间长分别增加 3.95%、76.67%、20.00%。正常光照和低 R/FR 处理下，‘南豆 12’相对‘南 032-4’均表现出一定程度的形态优势，在低 R/FR 下，‘南豆 12’的叶面积、茎粗分别比‘南 032-4’显著高 20.40%、27.12%，而节间长则低 40.42%。

表 1　低 R/FR 对不同大豆品种幼苗株高、叶面积、叶柄长、节间长和茎粗的影响

Table 1　Effect of low R/FR on plant height, leaf area, petiole length, internode length and stem diameter of different soybean cultivars seedling

处理 Treatment	品种 Cultivar	株高 Plant height (cm)	叶面积 Leaf area (cm²)	叶柄长 Petiole length (cm)	节间长 Internode length (cm)	茎粗 Stem diameter (mm)
CK	南 032-4 Nan032-4	14.43±0.78ab	10.10±0.26c	3.00±0.01b	2.00±0.01b	2.26±0.03a
	南豆 12 Nandou12	13.23±0.85c	12.91±1.66b	2.70±0.26b	1.13±0.06c	2.34±0.09a
FR	南 032-4 Nan032-4	15.00±1.22a	12.84±0.19b	5.30±0.85a	2.40±0.36a	1.77±0.04b
	南豆 12 Nandou12	14.27±0.88b	15.46±1.48a	4.90±0.81a	1.43±0.12c	2.25±0.24a
F 值 *F* value	光环境 Light environment (LE)	27.43*	10.08	225.00*	21.00*	12.51
	品种 Cultivar (C)	6.05	31.91*	0.97	61.74*	15.96
	光环境×品种 LE×C	0.54	0.01	0.02	0.12	4.18

表中不同字母表示不同光环境及不同品种间的差异达 5%显著水平，*表示差异达 5%显著水平；CK：正常光照；FR：低的红光与远红光比例。下同。Different small letters in the same column mean significant difference among treatments at 5% level; * denotes significance of variance analysis at the 5% level. CK: normal light, FR: low-R/FR light. The same below.

2.2 低 R/FR 对大豆幼苗叶片光合作用的影响

由表 2 可以看出，与正常光照相比，低 R/FR 显著增加了大豆幼苗叶片的 P_n，显著降低了 C_i。低 R/FR 下，‘南豆 12’和‘南 032-4’的 P_n 分别增加 37.21%、39.04%；‘南豆 12’和‘南 032-4’的 C_i 分别降低 9.29%、11.72%，其差异均达显著水平。正常光照和低的 R/FR 处理下，大豆幼苗叶片的 P_n、T_r、G_s、C_i 受基因型的影响皆较小。光环境与品种的交互作用对大豆幼苗光合特性无显著影响。

2.3 低 R/FR 对大豆幼苗叶片叶绿素荧光特性的影响

光环境与品种的交互作用对作物叶绿素荧光参数无显著影响，但与正常光照相比(表 3)，低 R/FR 处理增加了大豆叶片的 F_o、qN，降低了其 F_m、qP，其中，‘南 032-4’的 F_o、qN 分别增加 7.04%、8.28%，F_m、

表 2 低 R/FR 对不同大豆品种幼苗叶片光合参数的影响

Table 2 Effect of low R/FR on photosynthetic parameters in leaves of different soybean cultivars seedling

处理 Treatment	品种 Cultivar	光合速率(P_n) Net photosynthetic rate [$\mu mol(CO_2)\cdot m^{-2}\cdot s^{-1}$]	蒸腾速率(T_r) Transpiration rate [$mmol(H_2O)\cdot m^{-2}\cdot s^{-1}$]	气孔导度(G_s) Stomatal conductance ($\mu mol\cdot m^{-2}\cdot s^{-1}$)	胞间二氧化碳浓度(C_i) Intercellular CO_2 concentration ($\mu mol\cdot mol^{-1}$)
CK	南 032-4 Nan032-4	11.009±1.086c	1.101±0.128a	0.102±0.013a	394.210±9.778ab
	南豆 12 Nandou12	12.660±0.776bc	1.237±0.141a	0.138±0.032a	403.293±6.965a
FR	南 032-4 Nan032-4	15.307±1.337ab	1.269±0.205a	0.143±0.052a	347.996±34.566c
	南豆 12 Nandou12	17.371±0.698a	1.360±0.210a	0.173±0.054a	365.830±7.568bc
F 值 *F* value	光环境 Light environment (LE)	253.31*	1.44	0.91	7.34
	品种 Cultivar (C)	2.11	4.48	6.05	3.23
	光环境×品种 LE×C	0.03	0.27	0.08	0.16

表 3 低 R/FR 对不同大豆品种叶片叶绿素荧光参数的影响

Table 3 Effect of low R/FR on chlorophyll fluorescence parameters of different soybean cultivars seedling

处理 Treatment	品种 Cultivar	F_o	F_m	qP	qN	F_v/F_m	F_v/F_o	ΦPS II
CK	南 032-4 Nan032-4	284.0±5.6b	1 532.7±63.8a	0.662±0.048a	0.749±0.037b	0.814±0.011a	4.400±0.312ab	0.698±0.017a
	南豆 12 Nandou12	290.3±4.7b	1 572.7±38.1a	0.685±0.022a	0.716±0.006b	0.815±0.002a	4.416±0.067a	0.698±0.014a
FR	南 032-4 Nan032-4	304.0±9.5a	1 380.3±27.4b	0.562±0.024b	0.811±0.015a	0.780±0.011b	3.545±0.218c	0.611±0.064b
	南豆 12 Nandou12	284.7±3.2b	1 417.7±54.3b	0.633±0.008a	0.751±0.008b	0.799±0.009a	3.981±0.229b	0.638±0.030ab
F 值 *F* value	光环境 Light environment (LE)	7.49	18.75*	35.93*	14.06	19.87*	18.29	14.22
	品种 Cultivar (C)	2.09	2.66	10.16	17.29	2.44	2.00	0.81
	光环境×品种 LE×C	16.16	0.01	0.80	3.47	2.79	2.88	0.91

qP 分别降低 9.94%、15.11%，其差异均达到显著水平，而对'南豆 12'无显著影响，说明低 R/FR 减弱了大豆幼苗叶片 PS II 的电子传递，且'南 032-4'较'南豆 12'严重。正常光照下，大豆幼苗叶片叶绿素 F_o、F_m、qP 及 qN 受基因型的影响较低，但不同基因型对低 R/FR 处理响应不同，降低 R/FR 时，'南豆 12'的 F_o、qN 比'南 032-4'的显著降低 6.35%、7.40%，而 qP 则显著提高 12.63%。

低 R/FR 处理相对正常光照处理降低了大豆幼苗叶片 F_v/F_m、F_v/F_o、ΦPS II，其中'南豆 12'和'南 032-4'叶片的 F_v/F_m 分别降低 1.96%、4.18%(表 3)。正常光照下，大豆幼苗叶片 F_v/F_m、F_v/F_o 及 ΦPS II 受基因型的影响较小，但低 R/FR 下则表现不一致，低 R/FR 下，'南豆 12'的 F_v/F_m、F_v/F_o 比'南 032-4'的显著高 2.44%、12.30%。

2.4 低 R/FR 对大豆幼苗干物质积累以及分配比例的影响

干物质是衡量植物有机物积累、营养成分多寡的一个重要指标。由表 4 可知，低 R/FR 增加了大豆总干物质积累量和在叶中的分配比例，降低了在根和茎中的分配比例，其中，与正常光相比，低 R/FR 下，'南豆 12'的叶干物质积累量、总干物质积累量分别增加 20.25%、12.35%，而根的分配比例则降低 9.79%；'南 032-4'的叶干物质积累量、总干物质积累量分别增加 24.32%、17.36%，而根的分配比例则降

表 4 低 R/FR 对不同大豆品种幼苗干物质积累及分配比例的影响

Table 4 Effect of low R/FR on dry matter accumulation and allocation proportion of seedlings of different soybean cultivars

处理 Treatment	品种 Cultivar	干物质积累量 Biomass (g)				分配比例 Allocation proportion (%)		
		根 Root	茎 Stem	叶 Leaf	总生物量 Total	根 Root	茎 Stem	叶 Leaf
CK	南 032-4 Nan032-4	0.44±0.10a	0.26±0.02c	0.74±0.04b	1.44±0.15b	30.77±0.04a	18.11±0.02a	51.12±0.03a
	南豆 12 Nandou12	0.55±0.07a	0.36±0.05ab	0.79±0.06a	1.70±0.12a	32.37±0.02a	21.35±0.02a	46.28±0.04b
FR	南 032-4 Nan032-4	0.47±0.01a	0.30±0.02bc	0.92±0.17a	1.69±0.13a	28.07±0.03a	17.55±0.03a	54.38±0.06a
	南豆 12 Nandou12	0.56±0.06a	0.40±0.04a	0.95±0.11a	1.91±0.13a	29.20±0.01a	21.14±0.04a	49.66±0.02a
F 值 *F* value	光环境 Light environment (LE)	2.80	2.93	21.42*	412.42*	22.89*	0.03	2.69
	品种 Cultivar (C)	6.68	11.67	0.35	1 698.34*	0.37	4.35	1.52
	光环境×品种 LE×C	0.03	0.32	0.01	0.01	0.11	0.01	0.04

低 8.77%。品种间比较发现, 正常光和低 R/FR 处理下, ‘南豆 12’的干物质积累量均显著高于‘南 032-4’; 低 R/FR 下, ‘南豆 12’的茎干物质积累量、总干物质积累量较‘南 032-4’分别增加 33.33%、13.15%; 正常光下, ‘南豆 12’的茎干物质积累量、叶干物质积累量及总干物质积累量较‘南 032-4’分别高 38.61%、6.43%、17.57%。但光环境与品种的交互作用对大豆幼苗干物质积累无显著影响。

3 讨论与结论

作为荫蔽信号, 低 R/FR 可以显著增加作物的节间长、叶长和叶宽, 降低作物茎粗[1,19]。本研究结果同样表明, 与正常光照相比, 低 R/FR 处理增加了大豆幼苗株高、叶面积、叶柄长、节间长, 抑制了大豆幼苗茎秆增粗, Casal[17]认为植物体内的光敏色素在此中扮演重要角色, 尤其是光敏色素 B 对低的 R/FR 信号的强烈感知, 刺激合成生长素、赤霉素等激素的相关基因转录导致作物做出避荫反应, 以期通过增加株高、叶柄长、节间长等形态变化以便获得更多光, 这在陈静等[20]研究远红光能够提高赤霉素含量, 增加节间长度上得已证实。但 Gong 等[21]研究表明, 在低光强和低 R/FR 共同作用下, 由于能量不足、物质积累不够, 大豆的叶面积会降低。而本研究说明, 大豆感知荫蔽信号(低 R/FR)后, 会主动增加受光面积, 从而减少荫蔽对其光合作用的影响 。另外, 本研究中, 低 R/FR 下, 相对‘南 032-4’, ‘南豆 12’的叶面积、茎粗、株高、节间长、叶柄长变化的程度较低, 说明后者对低 R/FR 信号不敏感, 在荫蔽下能保持较好的株型特征, 这对间套作环境下, 控制其苗期茎秆过度伸长和提高抗倒性具有显著作用[22–23]。

叶绿素荧光动力学技术在测定叶片光合作用过程中, 光系统对光能的吸收、传递、耗散、分配等方面具有独特的作用, 叶绿素荧光参数具有反映“内在性”的特点[24]。李瑞等[25]对中、高度遮荫(低 R/FR 和低光合有效辐射的共同作用)大豆幼苗的研究发现, 叶片的 F_v/F_m、ΦPS II 和 qP 降低, 而 F_o 和 NPQ 升高。本研究结果与之相似。这表明, 荫蔽胁迫发生的前期信号同样会降低大豆叶片的光能传递转换效率和 PS II 反应中心的开放比例, 减少天线色素捕获的光能流向光化学的部分, 影响光合电子传递速率, 使累积在 PS II 反应中心的光能过剩, 提高 qN, 从而及时耗散过剩的光能, 保护了光合机构免遭破坏。但张云等[26]研究表明, 遮荫增加了堇叶紫金牛[*Ardisia violacea* (T. Suzuki) W. Z. Fang & K. Ya]叶片的 F_v/F_m 和 F_v/F_o, 这是因为堇叶紫金牛适合较荫蔽环境, 全光照可能会受到一定程度的光抑制[27]。本研究还发现, 低 R/FR 处理下, ‘南豆 12’相对‘南 032-4’提高了叶片的 qP、F_v/F_m、F_v/F_o, 而 F_o、qN 则降低, 说明‘南 032-4’对荫蔽信号更为敏感, 在低 R/FR 时光能传递转换效率更低, 热耗散更大, 处于较低能量代谢水平[28], 而‘南豆 12’对其的反应较为迟钝。

荫蔽对光合作用的影响, 因作物品种、生育期和遮荫时间、程度的不同而不同。众多研究表明, 荫蔽会降低叶片的 P_n、T_r 和 G_s[29–30]。但本研究在低 R/FR 时, 大豆幼苗叶片的 P_n、T_r 和 G_s 升高, 而 C_i 降低, 这与刘贤赵等[31]对番茄(*Lycopersicon esculentum* Miller)盛花期中度遮荫和谭春燕等[32]对大豆幼苗遮荫的研究结果相似。这可能与在荫蔽条件下作物通过光合色素的增加来吸收更多的光, 提高了光能捕获能力有关[33–34], 说明当外界有害因子(荫蔽)增加但还未对植物造成胁迫时, 植物感知初期信号后, 通过对叶绿素 a、叶绿素 b 等光合色素的积累提高自己的光合能力, 对即将或可能发生的胁迫提前作出反应。本试验结果表明, 大豆感知荫蔽信号后, 通过增加叶面积、株高和叶柄长, 从而增加获得更多光能的机会; 增加光合作用, 促进干物质的积累, 增加抵御荫蔽环境的能力。但供试的 2 个大豆材料的敏感程度不同, 其分子机理还有待进一步研究。

与正常光相比, 低 R/FR 增加了大豆幼苗的株高、叶柄长及节间长, 降低了大豆幼苗茎粗; 增加了大豆幼苗的光合作用及干物质积累量, 降低了光合电子传递速度; 但‘南 032-4’较‘南豆 12’敏感。因此, 大豆具有感受荫蔽信号(低 R/FR)的能力, 但其敏感程度因品种不同而不同。在间套作过程中, 为提高大豆耐荫性保障大豆产量, 应该选择对荫蔽信号不敏感的品种。

致谢 四川农业大学农学院刘小明在试验中和后期数据处理上给予帮助, 谨表谢意!

参考文献 References

[1] Yang F, Huang S, Gao R C, et al. Growth of soybean seedlings in relay strip intercropping systems in relation to light quantity and red: Far-red ratio[J]. Field Crops Research, 2014, 155: 245–253

[2] Page E R, Tollenaar M, Lee E A, et al. Shade avoidance: An integral component of crop-weed competition[J]. Weed Research, 2010, 50(4): 281–288

[3] Afifi M, Swanton C. Maize seed and stem roots differ in

response to neighbouring weeds[J]. Weed Research, 2011, 51(5): 442–450

[4] Ruberti I, Sessa G, Ciolfi A, et al. Plant adaptation to dynamically changing environment: The shade avoidance response[J]. Biotechnology Advances, 2012, 30(5): 1047–1058

[5] 吴其林, 王竹, 杨文钰. 苗期遮荫对大豆茎秆形态和物质积累的影响[J]. 大豆科学, 2007, 26(6): 868–872
Wu Q L, Wang Z, Yang W Y. Seedling shading affects morphogenesis and substance accumulation of stem in soybean[J]. Soybean Science, 2007, 26(6): 868–872

[6] Collins B, Wein G. Stem elongation response to neighbour shade in sprawling and upright *Polygonum species*[J]. Annals of Botany, 2000, 86(4): 739–744

[7] Azari R, Tadmor Y, Meir A, et al. Light signaling genes and their manipulation towards modulation of phytonutrient content in tomato fruits[J]. Biotechnology Advances, 2010, 28(1): 108–118

[8] Li W Z, Chinnappa C C. Isolation and characterization of *PHYC* gene from *Stellaria longipes*: Differential expression regulated by different red/far red light ratios and photoperiods[J]. Planta, 2004, 220(2): 318–330

[9] 宋艳霞, 杨文钰, 李卓玺, 等. 不同大豆品种幼苗叶片光合及叶绿素荧光特性对套作遮荫的响应[J]. 中国油料作物学报, 2009, 31(4): 474–479
Song Y X, Yang W Y, Li Z X, et al. The effects of shading on photosynthetic and fluorescent characteristics of soybean seedlings under maize-soybean relay cropping[J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2009, 31(4): 474–479

[10] 王建华, 任士福, 史宝胜, 等. 遮荫对连翘光合特性和叶绿素荧光参数的影响[J]. 生态学报, 2011, 31(7): 1811–1817
Wang J H, Ren S F, Shi B S, et al. Effects of shades on the photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters of *Forsythia suspensa*[J]. Acta Ecologica Sinica, 2011, 31(7): 1811–1817

[11] 张勇, 叶芝兰, 杨峰, 等. 不同光质配比对大豆幼苗形态及光合生理参数的影响[J]. 中国油料作物学报, 2014, 36(3): 343–348
Zhang Y, Ye Z L, Yang F, et al. Effects of different light qualities on morphological and photosynthetic physiological parameters of soybean seedlings[J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2014, 36(3): 343–348

[12] 朱静. 不同 R/FR 值对温室切花菊光合特性及衰老特性的影响[D]. 南京: 南京信息工程大学, 2013
Zhu J. Effects of red/far red ratio on photosynthetic characteristics and aging characteristics of cut chrysanthemum in greenhouse[D]. Nanjing: Nanjing University of Information Science & Technology, 2013

[13] 陈圣伦. 玉/豆套作模式的群体配置技术及其对大豆的效应研究[D]. 成都: 四川农业大学, 2008
Chen S L. Research on techniques of plant population configuration under maize/soybean relay-cropping system and their effects on soybean[D]. Chengdu: Sichuan Agricultural University, 2008

[14] 王一, 杨文钰, 张霞, 等. 不同生育时期遮阴对大豆形态性状和产量的影响[J]. 作物学报, 2013, 39(10): 1871–1879
Wang Y, Yang W Y, Zhang X, et al. Effects of shading at different growth stages on different traits and yield of soybean[J]. Acta Agronomica Sinica, 2013, 39(10): 1871–1879

[15] 马骥, 马淑云, 程寅生, 等. 玉米大豆间作效应分析[J]. 西北农业大学学报, 1994, 22(4): 80–84
Ma J, Ma S Y, Cheng Y S, et al. An analysis of effect of intercropoing of maize with soybean[J]. Journal of Northwest A & F University, 1994, 22(4): 80–84

[16] 吴雨珊, 龚万灼, 廖敦平, 等. 带状套作荫蔽及复光对不同大豆品种(系)生长及产量的影响[J]. 作物学报, 2015, 41(11): 1740–1747
Wu Y S, Gong W Z, Liao D P, et al. Effects of shade and light recovery on soybean cultivars (lines) and its relationship with yield in relay strip intercropping system[J]. Acta Agronomica Sinica, 2015, 41(11): 1740–1747

[17] Casal J J. Photoreceptor signaling networks in plant responses to shade[J]. Annual Review of Plant Biology, 2013, 64: 403–427

[18] 胡家峰, 郭远, 李梦, 等. 大豆不同叶形叶面积校正系数的研究[J]. 北京农学院学报, 2012, 27(1): 9–11
Hu J F, Guo Y, Li M, et al. Research on correction coefficient from leaf area for different soybean leaf forms[J]. Journal of Beijing University of Agriculture, 2012, 27(1): 9–11

[19] Li Q, Kubota C. Effects of supplemental light quality on growth and phytochemicals of baby leaf lettuce[J]. Environmental and Experimental Botany, 2009, 67(1): 59–64

[20] 陈静, 陈启林, 翁俊, 等. 不同红光/远红光比例(R/FR)的光照影响番茄幼苗叶片中花青素合成的研究[J]. 西北植物学报, 2004, 24(10): 1773–1778
Chen J, Chen Q L, Weng J, et al. Effect of illumination with different red/far-red ratios on anthocyanidin synthesis in tomato seedling leaves[J]. Acta Botanica Boreali-occidentalia Sinica, 2004, 24(10): 1773–1778

[21] Gong W Z, Qi P F, Du J B, et al. Transcriptome analysis of shade-induced inhibition on leaf size in relay intercropped soybean[J]. PLoS One, 2014, 9(6): e98465

[22] 邹俊林, 刘卫国, 袁晋, 等. 套作大豆苗期茎秆木质素合成与抗倒性的关系[J]. 作物学报, 2015, 41(7): 1098–1104
Zou J L, Liu W G, Yuan J, et al. Relationship between lignin synthesis and lodging resistance at seedlings stage in soybean intercropping system[J]. Acta Agronomica Sinica, 2015, 41(7): 1098–1104

[23] 刘卫国, 蒋涛, 佘跃辉, 等. 大豆苗期茎秆对荫蔽胁迫响应的生理机制初探[J]. 中国油料作物学报, 2011, 33(2): 141–146
Liu W G, Jiang T, She Y H, et al. Preliminary study on physiological response mechanism of soybean (*Glycine max*) stem to shade stress at seedling stage[J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2011, 33(2): 141–146

[24] Ji X B, Hollocher T C. Reduction of nitrite to nitric oxide by enteric bacteria[J]. Biochemical and Biophysical Research Communications, 1988, 157(1): 106–108

[25] 李瑞, 文涛, 唐艳萍, 等. 遮阴对大豆幼苗光合和荧光特性的影响[J]. 草业学报, 2014, 23(6): 198–206

Li R, Wen T, Tang Y P, et al. Effect of shading on photosynthetic and chlorophyll fluorescence characteristics of soybean[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2014, 23(6): 198–206

[26] 张云，夏国华，马凯，等．遮阴对堇叶紫金牛光合特性和叶绿素荧光参数的影响[J]．应用生态学报，2014，25(7): 1940–1948
Zhang Y, Xia G H, Ma K, et al. Effects of shade on photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence of *Ardisia violacea*[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2014, 25(7): 1940–1948

[27] 刘建锋，杨文娟，江泽平，等．遮荫对濒危植物崖柏光合作用和叶绿素荧光参数的影响[J]．生态学报，2011，31(20): 5999–6004
Liu J F, Yang W J, Jiang Z P, et al. Effects of shading on photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters in leaves of the endangered plant *Thuja sutchuenensis*[J]. Acta Ecologica Sinica, 2011, 31(20): 5999–6004

[28] 张哲，杨姝，杜桂娟，等．遮阴对三种豆科牧草光合特性和叶绿素荧光参数的影响[J]．草业学报, 2013, 22(5): 212–219
Zhang Z, Yang S, Du G J, et al. Effects of shade on the photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters of three kinds of leguminous forage[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2013, 22(5): 212–219

[29] 刘贤赵，康绍忠，周吉福．遮阴对作物生长影响的研究进展[J]．干旱地区农业研究, 2001, 19(4): 65–73
Liu X Z, Kang S Z, Zhou J F. Development of research on the effects of shading on crop growth[J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2001, 19(4): 65–73

[30] 苏本营，宋艳霞，陈圣宾，等．大豆幼苗对套作玉米遮荫环境的光合生理生态响应[J]．生态学报, 2015, 35(10): 3298–3308
Su B Y, Song Y X, Chen S B, et al. Photosynthetic responses of soybean (*Glycine max*) seedlings to shading caused by maize in an intercropping system[J]. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(10): 3298–3308

[31] 刘贤赵，康绍忠．番茄不同生育阶段遮荫对光合作用与产量的影响[J]．园艺学报, 2002, 29(5): 427–432
Liu X Z, Kang S Z. Effects of shading on photosynthesis and yield of tomato plants at different growth stages[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2002, 29(5): 427–432

[32] 谭春燕，刘作易，朱星陶，等．不同密度间作大豆的光合生理响应[J]．贵州农业科学, 2012, 40(8): 49–52
Tan C Y, Liu Z Y, Zhu X T, et al. The photosynthetic physiology responses of intercropping soybean under different planting density[J]. Guizhou Agricultural Sciences, 2012, 40(8): 49–52

[33] Huang D, Wu L, Chen J R, et al. Morphological plasticity, photosynthesis and chlorophyll fluorescence of *Athyrium pachyphlebium* at different shade levels[J]. Photosynthetica, 2011, 49(4): 611–618

[34] Dai Y J, Shen Z G, Liu Y, et al. Effects of shade treatments on the photosynthetic capacity, chlorophyll fluorescence, and chlorophyll content of *Tetrastigma hemsleyanum* Diels et Gilg[J]. Environmental and Experimental Botany, 2009, 65(2/3): 177–182